Caldasia 17 (2); 325 - 332, 1993

RELACIONES COMPETITIVAS ENTRE *PROECHIMYS SEMISPINOSUS* Y *HOPLOMYS GYMNURUS* (RODENTIA: ECHIMYIDAE) EN EL OCCIDENTE COLOMBIANO

MICHAEL ALBERICO
Departamento de Biología, Universidad del Valle. Apartado 25360, Cali, Colombia.

ALONSO GONZÁLEZ-M.
Department of Horticulture, Pennsylvania State University, University Park, PA, 16801, USA.

Resumen
Por medio de un estudio ecológico de marcaje y recaptura durante ocho meses, en la zona de Bajo Calima en la costa pacífica de Colombia, se obtuvieron datos sobre movimientos, rango vital, densidad y actividad reproductiva de *Proechimys semispinosus y Hoplomys gymnurus* (Rodentia: Echimyidae). Adicionalmente, se hicieron observaciones sobre el comportamiento intra e interespecífico en condiciones de cautiverio.
En el bosque primario, la densidad de *Hoplomys gymnurus* fue superior a la de *Proechimys semispinosus*, mientras que en el bosque secundario, se encontró la situación opuesta. En su comportamiento la segunda especie fue más agresiva que la primera. En encuentros interespecíficos, sus individuos se caracterizaron por una marcada dominancia y los de *Hoplomys gymnurus* siempre terminaron exhibiendo un comportamiento sumiso. Se propone que la competencia por encuentros se reduce mediante la selección del microhábitat; *Hoplomys gymnurus* ocupa preferencialmente el bosque primario y *Proechimys semispinosus* el bosque secundario.

Abstract
Comparative data about movements, density, home range, and reproductive activity of *Proechimys semispinosus* and *Hoplomys gymnurus* (Rodentia: Echimyidae) were obtained by means of an eight-month capture-recapture study in the Bajo Calima region of the pacific coast of Colombia. In addition, intra and interespecific behavioral interactions were studied in captivity.
Hoplomys gymnurus had a higher density than *Proechimys semispinosus* in the primary forest habitat, while the reverse situation was found in the secondary forest. The behavior of *Proechimys semispinosus* was more agresive than that of *Hoplomys gymnurus*. In interespecific encounters, individuals of the former species showed a marked dominance and the latter always showed a submissive behavior. We propose that interference competition is minimized by means of microhabitat selection; *Hoplomys gymnurus* occurs preferentially in primary forest and *Proechimys semispinosus* in secondary forest in this region.

Introducción

Se ha demostrado que las relaciones interespecíficas juegan un papel importante en la estructura de las comunidades ecológicas (Brown, 1973; Cody, 1974; Menge & Sutherland, 1976; M'Closkey, 1978; Glasser, 1979). La competencia interespecífica parece ser un factor importante en la organización de comunidades de mamíferos en hábitats tropicales, aunque estudios de este tipo son escasos (Lacher *et al.*, 1989). La selección de microhábitat disminuye la competencia de especies simpátricas y permite la coexistencia estable dentro de la comunidad (Grant 1972; Rosenzweig, 1974; Schoener, 1974; Pielou, 1974; Schroder & Rosenzweig, 1975; Diamond, 1978; Reinert, 1984).

En una misma familia de roedores caviomorfos las especies generalmente exhiben adaptaciones similares en locomoción, hábitos alimenticios y preferencias del hábitat, de tal forma que las especies relacionadas a menudo ocupan nichos similares (Kleiman *et al.*,1979). Las ratas espinosas (Echimyidae) son los mamíferos no voladores más abundantes en los bosques neotropicales (Eisenberg *et al.*,1979; Malcolm, 1992) y frecuentemente, coexiste más de una especie en el mismo hábitat; Patton y Gardner (1972) reportaron cuatro especies

de *Proechimys* para un bosque en Perú oriental. La distribución geográfica de los equímidos *Proechimys semispinosus* y *Hoplomys gymnurus* se sobrepone a lo largo de Centroamérica hasta la costa pacífica de Colombia y Ecuador (Handley, 1959; Gardner, 1983), presentando zonación altitudinal (Handley, 1959) y superposición parcial en algunas localidades (Fleming, 1973). Por lo tanto, estas dos especies pueden encontrarse contiguamente alopátricas o localmente simpátricas.

La distribución alopátrica contigua de roedores se ha interpretado como el resultado de la competencia interespecífica (Miller, 1964; Brown, 1971), pero la evidencia más convincente de esta competencia se ha derivado de observaciones en especies simpátricas (Grant, 1972). De esta forma, la semejanza morfológica y los patrones de distribución de *Proechimys semispinosus* y de *Hoplomys gymnurus* sugieren algún tipo de interacción competitiva.

El objetivo de este estudio fue el de determinar el grado de interacción ecológica en poblaciones aparentemente simpátricas de *Proechimys semispinosus* y *Hoplomys gymnurus* en una zona de la costa pacífica colombiana, enfatizando los mecanismos que podrían reducir la competencia entre estas dos especies.

Area de estudio

El estudio se llevó a cabo en dos regiones del bosque lluvioso (zona de transición entre Bosque Pluvial Tropical y Bosque muy Húmedo Tropical) de la Granja Agroforestal de la Secretaría de Agricultura del Departamento del Valle del Cauca en la zona de Bajo Calima (3°59'30"N; 76°56'00"W). Una descripción detallada de la vegetación del área se encuentra en Vega (1975) y M. Rojas (1977). La precipitación medial anual es 7345±1015 mm, con un promedio mensual de 628±128 mm. Las abundantes lluvias tienden a tener un pico máximo en el mes de octubre y un mínimo en febrero, pero no hay meses marcadamente secos (fig. 1).

Materiales y métodos

Se realizó un estudio de marcaje y recaptura de los pequeños mamíferos terrestres entre mayo y diciembre de 1984 en la región del Bajo Calima, Valle del Cauca. Se establecieron dos redes de trampeo en hábitats con características ecológicas diferentes (bosque primario, denominada la red de Fenología; bosque secundario, denominada la red de Palmeras), permitiendo determinar el efecto del estado del bosque sobre la comunidad de mamíferos. Una descripción detallada de la metodología utilizada referente al trampeo, marcaje, estimación de densidad, rango vital, movimientos y utilización de microhábitat se presenta en González & Alberico (en este volumen).

Se hicieron observaciones del comportamiento intra e interespecífico sobre *Hoplomys gymnurus* y *Proechimys semispinosus* en condiciones de cautiverio en la zona de estudio, utilizando una metodología similar a aquella de Maliniak & Eisenberg (1971). Los animales se mantuvieron en cajas individuales durante unos pocos días después de su captura, tapados permanentemente con plástico negro, suministrándoles agua *ad libitum*. Con esto se buscó mantener un ambiente húmedo y reducir la influencia de la luz en el agotamiento de los animales. Las observaciones se llevaron a cabo en una jaula metálica de 1.0 x 1.5 x 1.2 m, forrada con anjeo hexagonal de media pulgada y en una jaula de madera de 2.0 x 0.7 x 0.4 m. Durante las observaciones, ambos lugares se iluminaron con dos bombillos rojos de 25 wt (Hoover *et al.*, 1977). Las observaciones sobre el comportamiento se llevaban a cabo generalmente entre las 18:30 y las 22:00 h. Los animales se retiraban individualmente de sus lugares de reposo, se pesaban y se ubicaban en una jaula de observación. Primero, se registraba el comportamiento de un individuo solo en la jaula; después de que el primer individuo se acostumbrara al encierro (aproximadamente 15 minutos), se introducía otro individuo que podía ser de la misma especie, sexo o peso. Una vez el comportamiento de algún individuo se tornaba repetitivo, sin variaciones evidentes, se procedía a retirar a alguno de los dos de la jaula de observación, o bien a observar su comportamiento con un nuevo ejemplar.

Resultados

Las dos redes de estudio fueron diferentes en cuanto al número, composición y abundancia relativa de las especies de mamíferos. En la red de Fenología, en 9028 trampa-noche, se capturó un total de 40 individuos de *Hoplomys gymnurus* y 11

de *Proechimys semispinosus* 247 veces, representando 53.5% y 20.6% de número total de capturas, respectivamente. Con base en estos valores se calculó la densidad máxima (en el mes de agosto) de 2.89 individuos/ha para *Hoplomys gymnurus* y 1.02 individuos/ha para *Proechimys semispinosus* (tabla 1). Un aumento del área en la red de Fenología aumentó la cantidad de vegetación secundaria y también, se aumentaron notablemente las capturas de *Proechimys* desde un máximo previo de 0.82 individuos/ha en junio hasta 1.02 en agosto. Estos valores se enmarcan dentro de los reportados por Fleming (1971; 0.6-5.6 ind/ha) para *Proechimys semispinosus*, pero difieren marcadamente de los registrados por Gliwicz (1984; 8.5 ind/ha) y Gómez-Laverde *et al.* (1990; aprox. 3.3-8 ind/ha) para la misma especie en poblaciones insulares.

En la red de la estación Palmeras, en 1600 trampas-noche, se capturaron 16 individuos de *Proechimys semispinosus* y 13 de *Hoplomys gymnurus*, pero la frecuencia relativa de captura de la primera especie (39.2%) alcanzó a ser el doble de la segunda (19.6%), indicando una actividad mayor de sus individuos en este hábitat. Se observó una variación de densidad mensual (Tabla 1), con máximas de 1.58 ind/ha para *Proechimys semispinosus* (diciembre) y 0.89 ind/ha para *Hoplomys gymnurus* (octubre).

La tabla 2 presenta los resultados de los movimientos y del rango vital de las especies estudiadas. En general, los machos de ambas especies tuvieron movimientos promedios (Dp) y máximos (D_{max}) mayores que las hembras. La distancia promedia (Dp) de *Hoplomys gymnurus* fue inferior a aquella de *Proechimys semispinosus* para ambos sexos. Los juveniles de la primera especie tuvieron un rango vital significativamente más pequeño (prueba de t-Student) que el de los adultos, estando sus movimientos limitados a una zona estrecha dentro del área de la madre. Esta distribución espacial compartida duró hasta que los jóvenes alcanzaron un peso de 180-190 g, cuando emigraron de su sitio natal. Un fenómeno similar se observó en los jóvenes de otra especie.

Reproducción: Se encontró evidencia de actividad reproductiva para ambas especies en todos los meses del estudio (fig. 2). En el mes de abril se capturaron juveniles con pesos corporales entre 54 y 136 g, equivalentes a edades entre 3 y 6 semanas (Tesh, 1970), indicativo de actividad reproductiva en los dos meses antes de comenzar el muestreo mensual.

De las hembras disecadas, provenientes de zonas cercanas fuera de las redes de trampeo, el 72% (8/11) de *Proechimys semispinosus* y el 70% (7/10) de *Hoplomys gymnurus* estuvieron preñadas y con un peso promedio de 269 ± 37.1 y 230 ± 19.8 g respectivamente. Las primeras tuvieron un promedio de 1.87 embriones (rango 1-3) y las segundas de 1.71 (rango 1-2). Dos hembras de *Proechimys semispinosus* de la red de Fenología (bosque primario) parieron durante el estudio, resultando en una disminución de peso de 60 y 105 g. Tesh (1970) reportó un peso de 23 g para esta especie al nacer, que coincide con este descenso en el peso de las hembras por parir de dos a tres bebés. Una hembra

Tabla 1. Densidad de población mensual expresada como individuos/hectárea para las dos zonas de estudio. El número entre paréntesis () representa la superficie (Hectáreas) con base en la cual se calculó la densidad. Las áreas totales se calcularon con base en el método de la banda periférica para cada especie.

	Hoplomys	Proechimys
Fenología		
Mayo	1,69 (5.9 ha)	0.49 (6.1 ha)
Junio	2.71 (5.9 ha)	0.82 (6.1 ha)
Julio	2.20 (5.9 ha)	0.49 (6.1 ha)
Agosto	2.89 (7.6 ha)	1.02 (7.8 ha)
Palmeras		
Octubre	0.69 (10.0 ha)	1.58 (8.2 ha)
Diciembre	0.89 (10.0 ha)	1.34 (8.2 ha)

Tabla 2. Recorridos en metros y rango vital en hectáreas de *Hoplomys gymnurus* y *Proechimys semispinosus* en dos sitios de estudio: Fenología representa el bosque primario, Palmeras, bosque secundario. (En la red de Palmeras, las pocas recapturas de *Hoplomys gymnurus* no permitieron estos cálculos con confianza).

Especie	Sitio	Sexo	N	Mov	Dp x (s.d)	D_{max}	R vital x	(ha) (s.d.)
Hoplomys	B.Prim.	M	13	55	34.9 (21.0)	154.4	0.24	(0.22)
		H	4	30	24.9 (8.2)	63.6	0.18	(0.12)
Proechimys	B.Prim.	M	4	11	52.6 (40.8)	138.0	0.21	(0.08)
		H	2	18	28.7 (4.5)	47.4	0.31	(0.05)
		M	2	6	64.3 (44.3)	128.1	0.44	(0.06)
	B.Secund.	H	2	6	51.4 (40.5)	120.0	0.21	(0.10)

N= número de individuos; Mov = número de movimientos;
Dp = Distancia promedio (m) entre sitios sucesivos de captura;
D_{max} = distancia máxima (m)

grávida de *Hoplomys gymnurus* fue capturada en el mes de mayo; su recaptura en junio, con glándulas mamarias llenas de leche, pero palpándose embriones otra vez, es evidencia de un estro postparto como el reportado para *Proechimys semispinosus* en Panamá (Fleming, 1971).

Todos los individuos machos adultos capturados de ambas especies mostraron evidencia de estar en condición reproductiva a lo largo del estudio. Trece *Proechimys semispinosus* (398 ± 90.7g) y 22 *Hoplomys gymnurus* (398 ± 113.2 g) de las redes de trampeo tuvieron los testículos inguinales, detectables por palpo manual. Diez adultos de la primera especie (357 ±53.7 g) y 11 de la segunda, disecados en el laboratorio, con los testículos en esta posición, presentaron túbulos microscópicamente visibles en el epidídimo. Seis juveniles de *Proechimys semispinosus* (126 ± 37.8 g) y 13 de *Hoplomys gymnurus* (127 ± 33.2 g) capturados en las redes permanentes presentaron testículos abdominales. La revisión de dos juveniles de *Proechimys semispinosus* (129 ± 53.7g) y de varios *Hoplomys gymnurus* (154 ± 24.6 g) por disección en el laboratorio mostró que el epidídimo no estaba lleno de espermatozoides, confirmando su estado pre-reproductivo. De estos datos, se concluye que las dos especies se reproducen a través de todo el año y que puede haber partos en cualquier mes.

La maduración sexual y el cambio del terreno de ocupación fueron observados en dos machos juveniles de *Proechimys semispinosus* capturados continuamente durante cuatro meses en Fenología. Uno de estos aumentó su peso desde 100 g hasta 180 g entre mayo y agosto; el otro aumentó desde 80 g hasta 190 g entre junio y septiembre. En ambos ejemplares, los testículos empezaron a bajar a la posición inguinal cuando alcanzaron un peso aproximado de 180 g, tamaño en el cual, también se detectó el inicio de la muda. Esta maduración sexual coincidió con un cambio del terreno de ocupación. Las últimas capturas de estos dos individuos fueron a 142 y 165 m de distancia de sus lugares habituales de captura; posteriormente, ambos desaparecieron de la zona de trampeo, aparentemente por haber emigrado a nuevos lugares fuera de la zona de estudio.

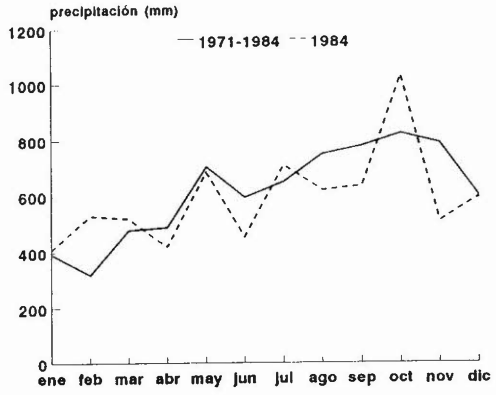

Figura 1. Precipitación mensual (mm) en 1984 y promedio multianual (1971 - 1984) en el Bajo Calima.

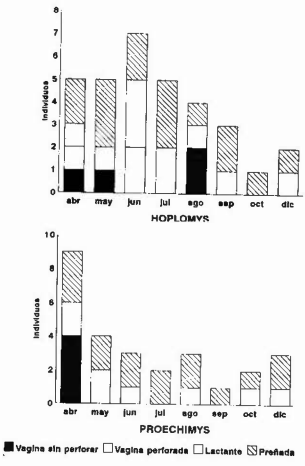

Figura 2. Actividad reproductiva de hembras de *Hoplomys gymnurus* y *Proechimys semispinosus* para el Bajo Calima durante 1984.

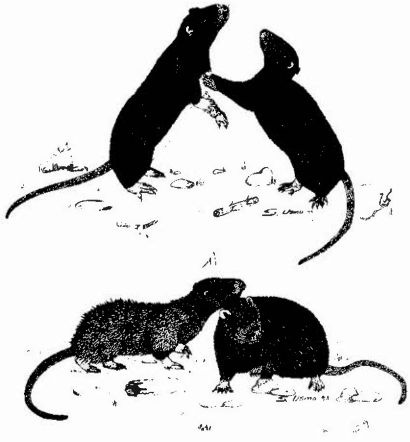

Figura 3.Comportamiento interespecífico entre *Proechimys semispinosus* y *Hoplomys gymnurus* en condiciones de laboratorio. a) Agresión en posición de boxeo, observado en *Proechimys semispinosus*; b) Sumisión de *Hoplomys gymnurus*, colocando su mentón sobre la nuca de *Proechimys semispinosus*.

Observaciones del comportamiento: En las observaciones de *Proechimys semispinosus* en cautiverio, cuando dos machos o dos hembras estuvieron en el mismo encierro, ambos individuos normalmente adoptaron la postura de boxeo (fig. 3a). Este comportamiento fue observado durante peleas entre machos por Maliniak & Eisenberg (1971). Esta posición se caracteriza por que los individuos se posan sobre los cuartos traseros y colocan sus manos sobre los hombros o la cabeza de su compañero de encierro, golpeándose con las manos. Esta agresión intraespecífica fue corroborada en el campo cuando, en una ocasión, simultáneamente se capturaron dos machos en la misma trampa y el más grande mutiló por completo al más pequeño.

El caso anterior contrasta con las observadas sobre *Hoplomys gymnurus* que presentó un comportamiento agresivo (aunque no resultó en la muerte del agredido) solamente en una de tres ocasiones en que se capturaron dos individuos simultáneamente. En condiciones experimentales los encuentros intraespecíficos nunca resultaron en agresiones tan fuertes y ni tampoco se observó la posición de boxeo. Cuando dos animales del mismo sexo se juntaron en el encierro, aquel que presentaba un mayor peso se movió más libremente por toda la jaula. Al suministrarse alimento, el animal que primero lo tomó, lo defendió anteponiendo su cuerpo, es decir, brindando la espalda a su congénere. En casos de encuentros entre animales de tamaño marcadamente diferente, como en el caso de un adulto con un juvenil, el adulto siempre se adueñó del espacio y del alimento. El juvenil se le acercaba, emitiendo unas vocalizaciones suaves, mientras intentaba colocar su cabeza sobre la nuca del adulto. Puesto que los adultos no reaccionaban agresivamente a este comportamiento por parte de los juveniles, se puede interpretar como un comportamiento de sumisión.

Los encuentros interespecíficos entre *Hoplomys gymnurus* y *Proechimys semispinosus* se caracterizaron por una marcada dominancia de *Proechimys semispinosus*. En general, siempre estuvo primero *Hoplomys gymnurus* en la jaula, lo cual permitió que hiciera un reconocimiento general del área con movimientos desinhibidos. Luego de unos minutos en esta situación, se introducía un macho o una hembra de *Proechimys semispinosus*, con el resultado de interacciones agresivas, es decir, la persecución de la segunda especie sobre la primera. Las vocalizaciones normales de los animales cambiaban en presencia del individuo de la otra especie. Luego de que *Proechimys semispinosus* se movía por toda la jaula, siempre "castigando" a *Hoplomys gymnurus*, finalmente establecía un "territorio" al cual la especie dependiente se acercaba emitiendo vocalizaciones características, buscando colocar su cabeza encima de la nuca de la especie dominante (fig. 3b), evidencia de sumisión como se observó en sus encuentros intraespecíficos. En un encuentro entre una hembra adulta de *Hoplomys gymnurus* y un macho joven (80 g) de *Proechimys* semispinosus, este último buscaba adoptar la posición sumisa, mientras emitía vocalizaciones características ("ni-ni").

Discusión

Proechimys semispinosus se distribuye desde el sur de Honduras hasta el noroeste de Ecuador (Gardner, 1983) a altitudes comparativas desde el nivel del mar hasta 650 m. (Handley, 1966). *Hoplomys gymnurus* se distribuye desde Honduras hasta el noroeste de Ecuador a altitudes entre (200 - 1200 m.; Handley, 1959; Pine & Carter, 1970). Las relaciones ecológicas entre los dos roedores se infieren a partir de las primeras notas sobre la zonación altitudinal y la estrecha semejanza morfológica reportadas por Handley (1959), quien mencionó la simpatría de estas especies, resaltando que *Hoplomys gymnurus* abundaba en zonas de altitudes medias y *Proechimys semispinosus* en zonas bajas cerca al nivel del mar; no obstante atrapó las dos especies en noches sucesivas bajo el mismo tronco, demostrando con esto su simpatría. Posteriormente, Buchanan & Howell (1965), retomando el argumento de la estrecha semejanza morfológica y de locomoción entre las dos especies, mencionaron la posible utilización del mismo microhábitat en Nicaragua y propusieron la divergencia de comportamiento como mecanismo que permite la coexistencia de las dos especies en la zona de sobreposición periférica a sus rangos de distribución. Fleming (1973) reportó que en Panamá *Hoplomys gymnurus* aparentemente no habita el bosque primario donde *Proechimys semispinosus* es común, invirtiéndose esta situación en Costa Rica. Estos registros de distribución y notas de preferencias ecológicas demuestran que las dos especies son alopátricas contiguas y simpátricas localmente. En el Bajo Calima, donde son simpátricas, las dos especies muestran preferencias de microhábitat: *Proechimys semispinosus* es más abundante en el bosque de sucesión secundaria y *Hoplomys gymnurus* alcanza densidades mayores en el bosque primario.

Las especies pueden ser generalmente alopátricas contiguas pero localmente simpátricas y en la zona de superposición, la competencia podría evitar que una o ambas invadan el dominio de la otra. En los estudios donde esto se ha demostrado, siempre se han reconocido interacciones agresivas entre las especies, con una especie que domina (Grant, 1972). La dominancia presentada por *Proechimys semispinosus* sobre *Hoplomys gymnurus* mediante un comportamiento agresivo, puede, así, constituirse en el mecanismo que evita que *Hoplomys gymnurus* abunde también en el bosque secundario. Sin embargo, a pesar del hecho que *Proechimys semispinosus* siempre llevó a *Hoplomys gymnurus* a una reducción de sus movimientos en los encuentros interespecíficos, no alcanza a excluirlo del bosque primario.

Las relaciones interespecíficas de competencia y depredación, se han reconocido como dos mecanismos que regulan la estructura de una comunidad (Pielou, 1974; Menge & Sutherland, 1976). Si las dos especies están compitiendo en el uso de recursos, la divergencia observada en la preferencia de hábitat en Bajo Calima constituye un mecanismo que podría permitir la coexistencia en la zona (González & Alberico, este volumen). La selección de microhábitat se ha documentado como un mecanismo que disminuye las relaciones competitivas entre especies simpátricas y ecológicamente similares (Schroder & Rosenzweig, 1975; Diamond, 1978; Schoener, 1983). La depredación podría estar jugando un papel importante en suavizar las relaciones competitivas entre las dos espe-

cies a través de una presión sobre la población de *Proechimys semispinosus*. En Palmeras, tres *Proechimys semispinosus* fueron predados en la trampa y otros seis se capturaron sin cola, siendo esto último evidencia de predación sobre estos mamíferos (Fleming, 1972). En contraste, nunca se encontró ningún individuo de *Hoplomys gymnurus* sin cola; esto es indicativo de que la primera especie puede estar sujeta a una presión de depredación más fuerte que la segunda. Sería interesante documentar si *Hoplomys gymnurus* es menos propenso a ser predado gracias a sus espinas más fuertes. Además, la presencia de *Didelphis marsupialis* y *Philander opossum* (predadores de *Proechimys semispinosus* según Fleming, 1972) en el mismo lugar (Palmeras) donde *Proechimys semispinosus* fue más común, refuerza la probabilidad de esta depredación. Si bien los marsupiales no pueden incriminarse como directamente responsables de la depredación sobre la rata espinosa, tampoco se puede descartar esta posibilidad. *Proechimys semispinosus* está dedicando su gasto energético a mantener niveles altos de población, que puedan soportar la depredación y no al desplazamiento de *Hoplomys gymnurus* del bosque primario.

Tradicionalmente, la competencia se ha dividido en dos clases de mecanismos: competencia por explotación y competencia por interferencia (Case & Gilpin, 1974; Pielou, 1974). Aunque las dos clases de mecanismos pueden definirse precisamente en modelos matemáticos, existe confusión en su uso diario, especialmente con relación a la competencia por el espacio (Schoener, 1983). El espacio, como cualquier recurso, se puede usar para privar a otros de sus beneficios; así muchos casos de competencia por espacio involucran un comportamiento de interferencia activo. La competencia por interferencia hace que el individuo pague un costo fijo en cada encuentro con su competidor, reduciendo la tasa de incremento y la capacidad de carga de la población. El costo pagado por cada encuentro de interferencia es proporcional a la densidad de la especie competidora (Case & Gilpin, 1974). Schoener (1983) ha subdividido los dos mecanismos de competencia en seis niveles. Dos de estos niveles, enmarcados dentro del mecanismo de interferencia, son muy comunes en animales terrestres: competencia por encuentros y competencia territorial. El primero es el resultado de la interacción entre individuos móviles que resulta ser perjudicial para uno o más de ellos. Tal perjuicio puede representar pérdida de tiempo o energía, robo de alimento, muerte por depredación o combates. La competencia territorial incluye la defensa de una unidad de espacio contra otro individuo. En todos los casos, el perjuicio diezma el tamaño de la población de la víctima, disminuyendo su supervivencia, reproducción o ambos (Schoener, 1983). Con base en todo lo anterior, podemos decir que el nivel de competencia presente entre *Proechimys semispinosus* y *Hoplomys gymnurus* corresponde a una competencia por encuentros; esta puede tomar la forma de agresión o evasión. La presión de depredación ejercida sobre *Proechimys semispinosus* sumada al gasto energético que representa cada encuentro con *Hoplomys gymnurus*, pueden ser los dos mecanismos que lo estén forzando a ocupar un hábitat estructuralmente más simple y menos estable como es el bosque secundario.

Literatura citada

Brown, J.H. 1971. Mechanisms of competitive exclusion between two species of chipmunks. *Ecology* 52: 305-311

____ 1973. Species diversity of seed-eating desert rodents in sand dune habitats. *Ecology* 54: 775-787.

Buchanan, O.M. & T.R. Howell. 1965. Observations on the natural history of the thick-spined rat, *Hoplomys gymnurus*, in Nicaragua. *Ann. Mag. Nat. Hist.* series 13, vol 8: 549-559.

Case, T.J. & M.E. Gilpin. 1974. Interference competition and niche theory. *Proc. Nac. Acad. Sci.* USA 71: 3073-3077.

Cody, M.L. 1974. Competition and the structure of bird communities. Princeton Univ. Press. 318 pp.

Diamond, J.M. 1978. Niche shift and the rediscovery of interspecific competition. *Amer. Sci.* 66: 322-331.

Eisenberg, J.F., M.A. O'Connell & P.V. August. 1979. Density, productivity, and distribution of mammals in two Venezuelan habitats, pp. 187-207. In J.F. Eisenberg (ed.) Vertebrate ecology in the northern Neotropics. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.

Eisenberg, J.F. & R.W. Thorington, Jr. 1973. A preliminary analysis of a Neotropical mammal fauna. *Biotropica* 5: 150-161.

Fleming, T.H. 1971. Population ecology of three species of Neotropical rodents. *Misc. Publ., Mus. Zool.*, Univ. Michigan 143: 1-77.

____ 1972. Aspects of the population dynamics of three species of opossums in the Panama Canal Zone. *J. Mamm.* 53: 619-623.

____ 1973. The number of rodent species in two Costa Rican forests. *J. Mamm.* 54: 518-521.

Gardner, A.L. 1983. *Proechimys semispinosus* (Rodentia: Echimyidae): distribution, type locality, and taxonomic history. *Proc. Biol. Soc. Wash.* 96: 134-144.

Glasser, J.W. 1979. The role of predation in shaping and maintainning the structure of communities. *Amer. Nat.* 113: 631-641.

Gliwicz, J. 1984. Population dynamics of the spiny rat *Proechimys semispinosus* on Orchid Island (Panama). *Biotropica* 16: 73-78.

Gómez-Laverde, M., M.L. Bueno A. & A. Cadena. 1990. Poblaciones de ratas *(Proechimys semispinosus)* (Rodentia: Echimyidae), pp. 244-251. In J. Aguirre C. & O. Rangel-Ch. (eds) Biota y ecosistemas de Gorgona. Fondo FEN Colombia, Bogotá.

González, A. & M. Alberico. 1993. Selección de hábitat en una comunidad de mamíferos pequeños en la costa pacífica de Colombia. *Caldasia* 17(2): 315 -327.

Grant, P.R. 1972. Interspecific competition among rodents. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 3: 79-106.

Handley, C.O., Jr. 1959. A review of the genus *Hoplomys gymnurus* (thick-spined rats) with descriptions of a new form from Isla Escudo de Veraguas, Panama. Smith. Misc. Coll. 139: 1-10.

____ 1966. Checklist of the mammals of Panama, pp. 753-795. In: Wenzel, R.L. & V.J. Tipton (eds.), Ectoparasites of Panama. Field Museum of Natural History, Chicago.

Hoover, K.D., W.G. Whitford & P. Flavill. 1977. Factors influencing the distribution of two species of *Perognathus. Ecology* 58: 877-884.

Kleiman, D.G., J.F. Eisenberg & E. Maliniak. 1979. Reproductive parameters and productivity of caviomorph rodents, pp. 173-183. In: J.F. Eisenberg (ed.) Vertebrate ecology in the northern Neotropics. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.

Lacher, T.E., Jr., M.A.Mares & C.J.R. Alho. 1989. The structure of a small mammal community in a central Brazilian savanna. In: Redford, K.H. & J.F. Eisenberg (eds.), Advances in Neotropical mammalogy. The Sandhill Crane Press, Inc., Gainesville, Florida. Pp. 137-162.

Malcolm, J.R. 1992. Use of tooth impressions to identify and age live *Proechimys guyannensis* and *P. cuvieri* (Rodentia: Echimyidae). *Zool., Lond.* 227: 537-546.

Maliniak, E. & J.F. Eisenberg. 1971. Breeding spiny rats *Proechimys semispinosus* in captivity. *Internat. Zoo Yearbook* 11: 93-98.

M'Closkey, R.T. 1978. Niche separation and assembly in four species of Sonoran Desert rodents. *Amer. Nat.* 112: 683-694.

Menge, B.A. & J.P. Sutherland. 1976. Species diversity gradients: synthesis of the roles of predation, competition, and temporal heterogeneity. *Amer. Nat.* 110: 351-369.

Miller, R.S. 1964. Ecology and distribution of pocket gophers (Geomyidae) in Colorado. *Ecology* 45: 256-272.

Patton, J.L. & A.L. Gardner. 1972. Notes on the systematics of *Proechimys* (Rodentia: Echimyidae), with emphasis on Peruvian forms. *Occas. Papers Mus. Zool., Louisiana State Univ.* 44: 1-30.

Pielou, E.C. 1974. Population and community ecology. Gordon and Breach Science Publ., Inc., New York. 224 pp.

Pine, R.H. & D.C. Carter. 1970. Distributional notes on the thick-spined rat *(Hoplomys gymnurus)* with the first records from Honduras. *J. Mamm.* 51: 804.

Reinert, H.K. 1984. Habitat separation between sympatric snake populations. *Ecology* 65: 478-486

Rojas, A.M. 1977. Los bosques húmedos del Bajo Calima, Buenaventura, Colombia. Composición y estructura. Dpto. Prod. Sanidad Vegetal, Fac. Ing. Forestal, Univ. Tolima.

Rosenzweig, M.L. 1974. On the evolution of habitat selection, pp. 401-404 In: Proc. 1st Internat. Congress Ecol.

Schoener, T.W. 1974. Resource partitioning in ecological communities. *Science* 185: 27-39.

____ 1983. Field experiments or interspecific competition. *Amer. Nat.* 122: 204-285.

Schroder, G.D. & M.L. Rosenzweig. 1975. Perturbation analysis of competition and overlap in habitat utilization between *Dipodomys ordii* and *Dipodomys merriami.* Oecologia 19: 9-28.

Tesh, R.B. 1970. Notes on the reproduction, growth, and development of echimyid rodents in Panama. *J. Mamm.* 51: 199-202.

Vega, G.G. 1975 Análisis estructural de tres comunidades forestales del Bajo Calima, Departamento del Valle del Cauca, Colombia. Tesis de Magister. Univ. Costa Rica (Centro Agronómico Forestal).